

小麦抗穗发芽分子标记开发及育种应用

张海萍, 常成, 司红起, 卢杰, 马传喜

安徽农业大学农学院, 农业部黄淮南部小麦生物学与遗传育种重点实验室, 合肥 230036

摘要 综述了小麦收获前穗发芽的影响因素和应对策略、穗发芽抗性的QTL/基因研究进展、开发的分子标记及其育种应用, 总结了利用分子标记开展抗穗发芽分子标记辅助育种取得的成效。结果表明, 温度和降雨是影响小麦穗发芽发生的主要环境因素, 培育抗穗发芽品种是解决该问题的有效途径。

关键词 小麦; 穗发芽; 种子休眠; 分子标记辅助选择; QTL

小麦在收获前遭遇连阴雨天气或者处于湿热环境时间较长, 易发生穗发芽(pre-harvest sprouting, PHS)^[1]。穗发芽对小麦造成的损失和危害不可估量, 严重者只能作为饲料, 轻者虽然外观未出现明显的发芽迹象, 但其内部储藏物质已经有所改变, 一定程度上造成产量下降及加工品质劣化^[2-3]。2000年, 淮南麦区大面积白皮小麦发生穗发芽, 导致经济效益大幅度下降^[4]。2009年, 湖北、安徽、河南、江苏等省份发生大面积穗发芽, 仅湖北省北部麦区, 穗发芽小麦就占80%, 其中白皮穗发芽小麦比重远高于红皮穗发芽小麦^[5]。2010、2013和2015年, 长江中下游和黄淮麦区均发生了不同程度的穗发芽现象。据调查, 2015年安徽省淮北南部及沿淮地区穗发芽是造成小麦不完善粒严重超标的首要因素。不仅在中国, 在日本、澳大利亚、加拿大、美国等穗发芽也频繁发生, 因此是一个备受关注的世界性问题。本文在总结目前该领域研究结果的基础上, 结合本研究组近年在该方面进行的研究, 对小麦穗发芽发生的原因、解决途径、分子调节机制以及抗穗发芽分子标记辅助选择等进行综述。

1 小麦穗发芽影响因素及应对策略

降雨是造成小麦田间发生穗发芽的直接外因, 其对穗发芽的影响取决于降雨的强度以及持续时间。降雨的强度大且持续时间长, 穗发芽危害就会较严重。若小麦成熟期遭遇短时间强降雨, 虽未直接导致穗发芽发生, 但往往会引起小麦倒伏, 倒伏后的麦穗如不能及时晾干或晒干, 将会间接引起穗发芽的发生。此外, 降雨还会造成收割机难以下地作业

而推迟小麦收获, 再次降雨所造成穗发芽发生的风险就会大大增加。如2010年安徽省大面积品种烟农19生育后期遇风雨而发生严重倒伏, 很多田块出现穗萌(种子胚轻度萌动), 其种用价值受到很大影响。另外, 低洼田块或灌排不畅田块, 因田间湿度较大, 也容易发生穗发芽。密度过高或施肥不当的田块容易导致小麦贪青晚熟, 从而造成倒伏现象, 同样增加穗发芽的风险。

温度是造成小麦田间穗发芽的外因之一。小麦籽粒发育期间尤其是发育后期的高温(>26℃)能够在一定程度上降低种子休眠的程度, 籽粒发育期间的低温(<20℃)则加深种子休眠的程度^[6]。而种子休眠程度的高低又决定了小麦穗发芽抗性的强弱: 种子休眠程度高, 穗发芽抗性强, 反之, 穗发芽抗性则弱。因此, 种子发育期间的高温不利于小麦获得较强的穗发芽抗性。然而近年来, 随着全球气温的升高, 使得小麦籽粒发育中后期的温度偏高, 造成种子休眠/穗发芽抗性水平下降, 无疑加大了小麦收获前穗发芽的潜在风险。

小麦穗发芽的发生虽受外界环境因素的影响, 但根本原因还在于品种本身缺乏穗发芽抗性或抗性较弱。一般情况下, 白皮小麦品种休眠期较短, 穗发芽抗性较差, 穗发芽危害相对较严重; 红皮小麦品种则由于种子休眠期相对较长, 穗发芽抗性相对较强, 穗发芽危害就相对较轻。然而, 白皮小麦较红皮小麦种皮薄, 出粉率高, 具有优越的商品和加工品质, 因而在市场上受到面粉加工企业和农户的青睐^[7]。已有研究表明, 红皮并不是穗发芽抗性的决定因素, 穗发芽抗性需要不同抗性基因之间构建的分子网络来共同调控。因此,

收稿日期: 2016-08-29; 修回日期: 2016-11-05

基金项目: 国家现代农业产业技术体系建设专项(CARS-3-1); 农业部公益性行业科技专项(201203033-04); 国家自然科学基金项目(31401372); 安徽省自然科学基金项目(140805MC60)

作者简介: 张海萍, 副教授, 研究方向为小麦抗逆分子育种, 电子信箱: zhhp20@163.com; 马传喜(通信作者), 教授, 研究方向为小麦遗传育种, 电子信箱: machuanxi@ahau.edu.cn

引用格式: 张海萍, 常成, 司红起, 等. 小麦抗穗发芽分子标记开发及育种应用[J]. 科技导报, 2016, 34(22): 81-86; doi: 10.3981/j.issn.1000-7857.2016.22.011

培育具有较强穗发芽抗性的白皮小麦品种不仅可能,而且已成为收获季节多雨麦区小麦育种的一个重要目标。鉴定抗穗发芽基因,解析穗发芽抗性遗传基础,开展分子标记辅助选择育种,最终培育抗穗发芽白皮小麦新品种,是解决穗发芽问题的最有效途径。

2 小麦穗发芽抗性分子机理研究进展

小麦穗发芽抗性属于主效-微效基因共同控制的数量性状。利用连锁作图群体以及关联作图群体定位出的穗发芽抗性相关QTL几乎遍及小麦的21条染色体^[8-10],其中第3染色体组、4A以及2B染色体被多项研究报道含有主效QTL/基因(如表1)。

表1 小麦第3染色体组、4A和2B染色体穗发芽抗性主效QTL/基因

Table 1 Major QTL/gene for wheat PHS resistance in wheat chromosome group 3, 4A and 2B

染色体	穗发芽抗性 QTL/基因	文献
3A/B/D	主效 QTL	[11],[12],[13],[14],[15],[16],[44]
	红皮色素 R 基因	[19]
	TaVp1	[24],[25]
	TaMFT	[17]
	TaPHS1	[18]
	TaDFR	[22]
	Tamyb10	[20],[21]
4A	主效 QTL	[27],[28],[29],[30],[31]
	PM19-A1/A2	[32]
2B	主效 QTL	[33],[34]
	Tasdr	[35]

对第3染色体组的研究主要有:Kulwal等^[11]利用由红皮抗穗发芽品种SPR8198和白皮感穗发芽品种HD2329构建的RILs群体,在3AL上定位到一个主效抗穗发芽QTL,其紧密连锁标记为Xgwm155,临近标记为Xwmc153;Mohan等^[12]对上述群体进行6种环境下的穗发芽抗性测定,利用214个分子标记同样在染色体3AL上检测到穗发芽抗性主效位点,且与Kulwal等^[11]定位区域重合。Osa等^[13]从Zen/CS构建的RILs群体中定位到一个控制穗发芽的主效基因*QPhs.ocs-3A.1*,位于3AS区域,临近标记为Xfbb370。Mori等^[14]在Osa等^[13]研究基础上,将3AS上控制穗发芽的主效基因所在区间进一步缩短,两侧标记为Xbarc310~Xbcd907。Liu等^[15-16]利用Rio Blanco/NW97S186构建的RILs群体在3AS末端同样定位出一个穗发芽主效QTL,其紧密连锁标记为Xbarc57,两侧标记为Xbarc321和Xbarc12。Nakamura等^[17]从中国春中克隆了

*TaMFT*基因,该基因属于MFT-like家族。并且发现,*TaMFT*基因对籽粒萌发有抑制作用。利用中国春与中国春-zen 3A染色体代换系,将*TaMFT*基因定位于小麦3AS染色体区段,与Xbarc310共分离,且与已知籽粒休眠相关QTL(*QPhs.ocs-3A.1*)^[13]位于同一位点。Liu等^[18]通过对其之前定位的3AS染色体区段的主效QTL进行图位克隆,获得了TaMFT-like的同源基因*TaPHS1*,该基因位于Xbarc12和Xbarc57之间。RNA干扰实验表明,*TaPHS1*基因对小麦穗发芽抗性起正向调节作用。另外,在小麦第3染色体,除了与穗发芽抗性相关的主效QTL和候选基因外,还含有控制籽粒红皮色素的R基因^[19]和*Tamyb10-1*(3A/B/D)^[20-21]、花青素合成相关基因*TaDFR*(3B)^[22]、以及调控种子发芽和休眠的*TaVp1*基因^[23-26],这些基因对穗发芽抗性都起到不同程度的调控作用。本研究表明(数据未发表),第3染色体组3AS和3AL上主效基因存在丰富等位变异,其穗发芽抗性存在明显差异。

对4A染色体的研究主要有:Kato等^[27]利用119个DH群体(AC Domain×Haruyutaka)在小麦4AL染色体区段鉴定出一个主效QTL(*QPhs.ocs-4A.1*)。Torada等^[28]利用日本抗穗发芽小麦品种K和阿尔卑斯山感穗发芽小麦品种“M”构建的DH群体,温室条件下鉴定表明,4AL染色体上检测到的种子休眠主效QTL可解释表型变异的43.3%。Mares等^[29]以小麦和玉米杂交产生的DH群体为试验材料,测定其不同环境下的种子休眠水平,找到与其紧密连锁的标记Xgwm397、Xgwm269和Xbarc170。Chen等^[30]和Liu等^[31]利用相同的RILs群体(Tutoumai A/Siyang 936)检测到4AL上携带穗发芽抗性主效基因位点的相关标记为Xbarc170~Xgwm397,遗传距离为9.14 cM。利用RNA测序和近等基因系,Barrero等^[32]鉴定出小麦4AL染色体区段种子休眠主效QTL的候选基因,该基因属于ABA诱导的小麦细胞质膜19家族(PM19-A1和A2),其对小麦种子休眠起正向调控作用。

对2B染色体的研究主要有:Munkvold等^[33]利用一个由209个家系组成的DH群体(Cayuga/Caledonia),在16种环境下检测到2B染色体区段存在一个主效QTL(*QPhs.cnl-2B.1*),能解释表型变异的5%~31%。Somyong等^[34]进一步对上述2B染色体上的主效QTL进行精细定位,最终将其分解成2个相邻的QTL,其中一个QTL解释总表型变异的1/3,另一个QTL解释总表型变异的2/3。Zhang等^[35]通过对水稻休眠基因*OsSdr4*进行同源克隆,获得小麦2B染色体上休眠基因*TaSdr*,距离Somyong等^[34]报道的2个相邻QTL较近,可能是其候选基因,并开发了功能标记Sdr2B。

张海萍等结合遗传作图群体及全基因组关联作图群体,进行多年多点环境下的穗发芽抗性QTL分析,分别在小麦染色体2A、2B、3A、3B、3D、5A、6B和7A上检测到效应较大且稳定的QTL,其中部分位点未见报道(部分数据未发表),下一步将对这些新位点进行精细定位,挖掘候选基因,并开发功能标记。

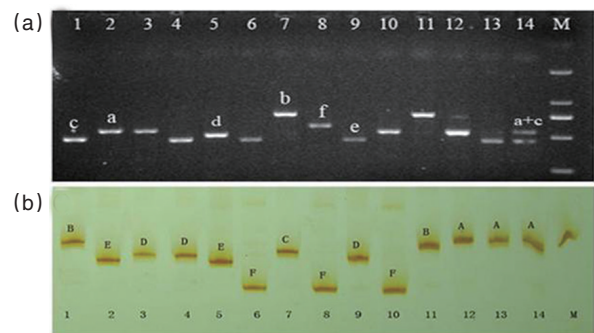
3 小麦抗穗发芽分子标记辅助育种现状

分子标记辅助选择育种(marker assisted selection, MAS)是指在育种过程中借助与目标基因紧密连锁的标记,跟踪选择具有目标性状的个体,结合农艺性状选择作物新品种的育种方法。该方法能有效地将表型鉴定和基因型鉴定结合起来,提高育种效率^[37]。对于受环境影响较大的数量性状而言,发掘效应较大的QTL,利用其紧密连锁分子标记进行MAS育种或中间材料的创制能够取得更加明显的效果^[38]。

Kottarachchi等^[39]通过分子标记辅助选择结合穗发芽抗性表型鉴定,在由“Zen”(红皮,抗穗发芽)和“Spica”(白皮,感穗发芽)构建的重组自交系群体后代材料中评价了3AS(Barc321、Barc310、Barc57)和4AL(Barc170、Barc269、GWM397、hbe3、hbe9、hbe11)染色体上主效QTL位点对穗发芽抗性的效应,结果表明,携带3AS抗性位点的红皮后代材料穗发芽抗性最强,携带3AS抗性位点的白皮家系穗发芽抗性次之,但4AL上的抗性位点效应不显著。说明来自日本红皮品种的3AS抗性位点对穗发芽抗性的作用较大,且红皮基因也起到一定的修饰作用,利用3AS抗性位点能够改良白皮小麦的穗发芽抗性。Hickey等^[40]在由休眠品种(来源SW95-50213和AUS1408血统)和无休眠品种杂交产生的7套F₂和F₃代中,应用小麦4AL染色体抗性位点标记(Barc170和gpw2279)有效筛选出具有休眠表型的抗穗发芽材料。Singh等^[41]利用加拿大小麦品种也验证了小麦染色体4AL(DuPw004、Barc170、Wmc650)主效QTL位点分子标记选择的有效性。Graybosch等^[42]同样在美国硬白冬麦中验证了小麦2B(Gwm429、Dup398、Barc105、Barc54)和3AS(Barc321、Barc12、Barc57)位点分子标记选择的有效性,并且认为,不同抗性位点的聚合可以提高穗发芽抗性水平。Xiao等^[43]利用与小麦3AS主效基因紧密连锁的分子标记(Xbarc57, Xbarc294, Xbarc310和Xbarc321)辅助选择,结合传统育种,成功选育出抗穗发芽白皮小麦新品种“中麦911”。上述研究均说明,利用分子标记进行抗穗发芽材料的选择是有效的,且培育白皮小麦抗穗发芽品种是完全可行的。

目前,国内已有实验室在开展小麦穗发芽抗性基因分子

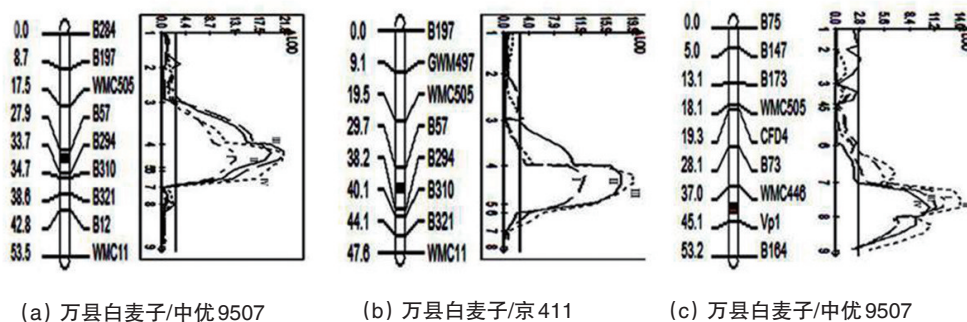
标记开发及分子标记辅助选择育种工作,以培育抗穗发芽白皮小麦品种来应对收获季节多雨高湿天气。Chang等^[25-26]通过对400多个小麦品种的检测表明,位于3BL上的种子休眠基因(*Vp-1B*)存在丰富的等位变异,位于3AL上的同源基因对于种子休眠也具有一定的调控作用,并开发了相应的功能标记(如3BL上的Vp1-b2标记和3AL上的A17-18,图1)。张海萍等^[36,44]利用京411/万县白麦以及中优9507/万县白麦构建的2个RILs群体,在小麦3AS染色体区域均检测到控制种子休眠的主效QTL,与其紧密连锁的分子标记为Xbarc310、Xbarc294、Xbarc321和Xbarc57,与Liu等^[15-16]报道的区域相近(图2)。后续研究中,对上述3AS染色体区域4个SSR标记和3BL上Vp1-b2标记及其不同组合类型对于穗发芽抗性的效应进行了综合评价。



(a) 1—黄瓜先;2—中优9507;3—京411;4—白秃头;5—107;6—望水白;7—永川白麦;8—万县白麦;9—红芒春;10—豫麦8679;11—宜宾白麦;12—茶淀红麦;13—歪白头;14—73
(b) 1—中优9507;2—京411;3—万县白麦;4—白火麦;5—123;6—113;7—中优9507;8—豫麦8679;9—红芒春21;10—白玉花;11—白秃头;12—梓潼女儿麦;13—黄瓜先;14—38;
M—DNA marker

图1 小麦抗穗发芽标记Vp1-b2(a, 3BL)与A17-18(b, 3AL)在不同小麦品种中的等位变异

Fig. 1 Allele variation of Vp1-b2(a, 3BL) and A17-18(b, 3AL) markers for wheat PHS resistance in different wheat varieties



(a) 万县白麦/中优9507 (b) 万县白麦/京411 (c) 万县白麦/中优9507

图2 利用不同RIL群体进行小麦染色体3AS((a)和(b))和3BL(c)上种子休眠/穗发芽抗性主效QTL的鉴定

Fig. 2 Identification of major QTLs for seed dormancy/PHS resistance in wheat chromosome group 3 using different RIL population

基于上述开发的分子标记(3AS和3BL),结合常规育种技术,本实验室成功选育出白皮小麦抗穗发芽新品种安农0711,于2014年通过安徽省农作物品种审定(编号:皖麦2014002)。安农0711的2个白皮亲本品种百农64和矮早781,只具有弱的穗发芽抗性,但它们分别在3BL(Vp1-b2)和3AS(Xbarc310、Xbarc294、Xbarc321和Xbarc57)上含有不同的穗发芽抗性基因。因此,聚合了3BL和3AS上不同抗穗发芽优异等位基因的安农0711与其亲本品种及淮北大面积品种济麦22、烟农19、周麦27和淮麦33相比较,具有较低的种

子萌芽指数、种子发芽率以及整穗发芽率。2015年,安徽沿淮地区小麦收获期连续降雨,安农0711在生产上推广利用,表现出较强的穗发芽抗性(图3(a))。同时,该品种还聚合了对茎秆强度起增效效应的优异等位变异,以及旗叶绿素含量和粒重优异等位基因^[45-46],与济麦22、周麦27、皖麦52和烟农19相比,其具有较好抗倒伏性和稳产性(图3(b))。上述分子标记辅助选择育种实践说明,选择可信度较高的分子标记,同时结合传统育种技术,可以通过不同基因的聚合培育穗发芽抗性较强的白皮小麦品种(图4)。

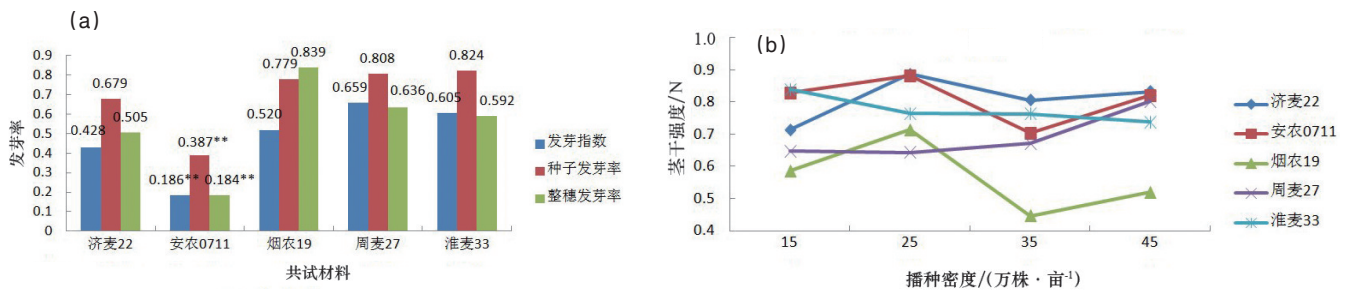


图3 不同小麦品种的穗发芽抗性(a)和茎秆强度(b)分析

Fig. 3 Analysis of wheat pre-harvest sprouting resistance (a) and stem strength (b) in different wheat varieties



图4 2014年通过安徽省农作物品种审定的小麦品种安农0711

Fig. 4 Wheat variety Annong0711 approved by the Crops Variety Certification Committee of Anhui Province in 2014

4 结论

小麦收获前穗发芽抗性虽受环境影响,但也明显受主效基因控制。本实验室研究表明,第3染色体组3AS和3AL上主效基因存在丰富的等位变异,其穗发芽抗性存在明显的差异。利用与其主效基因紧密连锁的分子标记进行分子标记辅助育种,聚合来自2个亲本百农64和矮早781的优异穗发芽抗性等位基因,成功培育出白皮抗穗发芽小麦新品种安农0711。

致谢:实验室研究生朱玉磊、王升星、赵良侠、曹雪连、张衡、姜昊、曹佳佳、吴曾云、张礼廉参加了部分研究工作,在此一并感谢。

参考文献(References)

[1] Xiao S H, Zhang X Y, Yan C S, et al. Germplasm improvement for pre-

harvest sprouting resistance in Chinese white ograded wheat: An overview of the current strategy[J]. *Euphytica*, 2002, 126: 35-38.

[2] Groos C, Gay G, Perretant R M, et al. Study of the relationship between pre-harvest sprouting and grain color by quantitative trait loci analysis in a white red grain bread-wheat cross[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2002, 104: 39-47.

[3] 肖世和, 闫长生, 张海萍, 等. 小麦穗发芽研究[M]. 北京: 中国农业科学技术出版社, 2004: 1-17.

Xiao Shihe, Yan Changsheng, Zhang Haiping, et al. Study on pre-harvest sprouting in wheat[M]. Beijing: China Agricultural Science and Technology Publishing House, 2004: 1-17.

[4] 高剑波, 潘建梅, 陆钦武, 等. 小麦田间穗发芽的影响因素及防止对策[J]. *种子科技*, 2006(3): 39-41.

Gao Jianbo, Pan Jianmei, Lu Qinwu, et al. Influence factors of wheat sprout in field and its prevention measures[J]. *Seed Technology*, 2006

- (3): 39-41.
- [5] 朱美荣, 张如标, 王蓓蓓, 等. 小麦穗发芽生理及调控途径研究进展[J]. 金陵科技学院学报, 2010, 26(2): 50-54.
Zhu Meirong, Zhang Rubiao, Wang Beibei, et al. Wheat pre-harvest sprouting physiology and control approaches[J]. Journal of Jinling Institute of Technology, 2010, 26(2): 50-54.
- [6] Ueno K. Effects of desiccation and a change in temperature on germination of immature grains of wheat[J]. Euphytica, 2002, 126: 107-113.
- [7] 姚金保, 钱存鸣, 周朝飞, 等. 白皮小麦抗穗发芽性的鉴定及抗性机理的探讨[J]. 江苏农业科学, 1996(4): 17-19.
Yao Jinbao, Qian Cunming, Zhou Chaofei, et al. Discussion on pre-harvest sprouting resistance mechanism in white-grained wheat variety[J]. Jiangsu Agricultural Sciences, 1996(4): 17-19.
- [8] Gao X, Hu C H, Li H Z, et al. Factors affecting pre-harvest sprouting resistance in wheat (*Triticum aestivum* L.): A review[J]. The Journal of Animal & Plant Sciences, 2013, 23(2): 556-565.
- [9] Rehman Arif M A, Neumann K, Nagel M, et al. An association mapping analysis of dormancy and pre-harvest sprouting in wheat[J]. Euphytica, 2012, 188: 409-417.
- [10] Kulwal P, Ishikawa G, Benscher D, et al. Association mapping for pre-harvest sprouting resistance in white winter wheat[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2012, 125: 793-805.
- [11] Kulwal P L, Kumar N, Gaur A, et al. Mapping of a major QTL for pre-harvest sprouting tolerance on chromosome 3A in bread wheat[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2005, 111: 1052-1059.
- [12] Mohan A, Kulwal P, Singh R, et al. Genome-wide QTL analysis for pre-harvest sprouting tolerance in bread wheat[J]. Euphytica, 2009, 168: 319-329.
- [13] Osa M, Kato K, Mori M, et al. Mapping QTLs for seed dormancy and the Vp1 homologue on chromosome 3A in wheat[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2003, 106: 1491-1496.
- [14] Mori M, Uchino N, Chono M, et al. Mapping QTLs for grain dormancy on wheat chromosome 3A and group 4 chromosomes, and their combined effect[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2005, 110: 1315-1323.
- [15] Liu S B, Cai S B, Robert G, et al. Quantitative trait loci for resistance to pre-harvest sprouting in US hard white winter wheat Rio Blanco[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2008, 117: 691-699.
- [16] Liu S B, Bai G H. Dissection and fine mapping of a major QTL for preharvest sprouting resistance in white wheat Rio Blanco[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2010, 121: 1395-1404.
- [17] Nakamura S, Abe F, Kawahigashi H, et al. A wheat homolog of mother of FT and TFL1 acts in the regulation of germination[J]. Plant Cell, 2011, 23: 3215-3229.
- [18] Liu S B, Sehgal S K, Li J R, et al. Cloning and characterization of a critical regulator for pre-harvest sprouting in wheat[J]. Genetics, 2013, 195: 263-273.
- [19] Sears E R. Cytogenetic studies with polyploidy species of wheat. II. Additional chromosome aberrations in *Triticum vulgare*[J]. Genetics, 1944, 29: 232-246.
- [20] Himi E, Maekawa M, Miura H, et al. Development of PCR markers for *Tamyb10* related to R-1, red grain color gene in wheat[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2011, 122: 1561-1576.
- [21] Himi E, Maekawa M, Matsuura T, et al. Real-time PCR-mediated diagnosis of hemizyosity at the *Tamyb10-D1* locus controlling grain color in wheat[J]. Mol Breeding, 2015, 35: 90-99.
- [22] Bi H H, Sun Y W, Xiao Y G, et al. Characterization of DFR allelic variations and their associations with pre-harvest sprouting resistance in a set of red-grained Chinese wheat germplasm[J]. Euphytica, 2014, 195: 197-207.
- [23] Bailey P C, McKibbin R S, Lenton J R, et al. Genetic map locations for orthologous Vp1 genes in wheat and rice[J]. Theoretical and Applied Genetics, 1999, 98: 281-284.
- [24] Yang Y, Zhao X L, Xia L Q, et al. Development and validation of a Viviparous-1 STS marker for preharvest sprouting tolerance in Chinese wheats[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2007, 115: 971-980.
- [25] Chang C, Zhang H P, Feng J M, et al. Identifying alleles of Viviparous-1B associated with pre-harvest sprouting in micro-core collections of Chinese wheat germplasm[J]. Molecular Breeding, 2010, 25: 481-490.
- [26] Chang C, Zhang H P, Zhao Q X, et al. Rich allelic variations of Viviparous-1A and their associations with seed dormancy/pre-harvest sprouting of common wheat[J]. Euphytica, 2011, 179: 343-353.
- [27] Kato K, Nakamura W, Tabiki T, et al. Detection of loci controlling seed dormancy on group 4 chromosomes of wheat and comparative mapping with rice and barley genomes[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2001, 102: 980-985.
- [28] Torada A, Ikeguchi S, Koike M. Mapping and validation of PCR-based markers associated with a major QTL for seed dormancy in wheat[J]. Euphytica, 2005, 143: 251-255.
- [29] Mares D J, Rathjen J, Mrva K, et al. Genetic and environmental control of dormancy in white-grained wheat (*Triticum aestivum* L.)[J]. Euphytica, 2009, 168: 311-318.
- [30] Chen C X, Cai S B, Bai G H, et al. A major QTL controlling seed dormancy and pre-harvest sprouting resistance on chromosome 4A in a Chinese wheat landrace[J]. Molecular Breeding, 2008, 21: 351-358.
- [31] Liu S B, Bai G H, Cai S B, et al. Dissection of genetic components of preharvest sprouting resistance in white wheat[J]. Molecular Breeding, 2011, 27: 511-523.
- [32] Barrero J M, Cavanagh C, Verbyla K L, et al. Transcriptomic analysis of wheat near-isogenic lines identifies PM19-A1 and A2 as candidates for a major dormancy QTL[J]. Genome Biology, 2015, 16: 93-111.
- [33] Munkvold J D, Tanaka J, Benscher D, et al. Mapping quantitative trait loci for preharvest sprouting resistance in white wheat[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2009, 119: 1223-1235.
- [34] Somyong S, Ishikawa G, Munkvold J D, et al. Fine mapping of a pre-harvest sprouting QTL interval on chromosome 2B in white wheat[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2014, 127: 1843-1855.
- [35] Zhang Y J, Miao X L, Xia X C, et al. Cloning of seed dormancy genes (*TaSdr*) associated with tolerance to pre-harvest sprouting in common wheat and development of a functional marker[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2014, 127: 855-866.
- [36] 张海萍, 冯继明, 常成, 等. 中国小麦地方品种籽粒强休眠特性的主效基因鉴定[J]. 农业生物技术学报, 2011, 19(2): 270-277.
Zhang Haiping, Feng Jiming, Chang Cheng, et al. Investigation of major loci contributing to strong seed dormancy of Chinese wheat landrace[J]. Journal of Agricultural Biotechnology, 2011, 19(2): 270-277.
- [37] 黎裕, 王健康, 邱丽娟, 等. 中国作物分子育种现状与发展前景[J]. 作物学报, 2010, 36(9): 1425-1430.
Li Yu, Wang Jiankang, Qiu Lijuan, et al. Crop molecular breeding in China: Current status and perspectives[J]. Acta Agronomica Sinica,

- 2010, 36(9): 1425–1430.
- [38] Bernardo R. Molecular marker and selection for complex traits in plants: Learning from the last 20 years[J]. *Crop Science*, 2008, 48: 1649–1664.
- [39] Kottarachchi N S, Uchino N, Kato K, et al. Increased grain dormancy in white-grained wheat by introgression of preharvest sprouting tolerance QTLs[J]. *Euphytica*, 2006, 152: 421–428.
- [40] Hickey L T, Dieters M J, DeLacy I H, et al. Screening for grain dormancy in segregating generations of dormant 3 non-dormant crosses in white-grained wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. *Euphytica*, 2010, 172: 183–195.
- [41] Singh R, Hucl P, Baga M, et al. Validation of molecular markers for pre-harvest sprouting resistance in bread wheat[J]. *Cereal Research Communications*, 2012, 40(2): 194–203.
- [42] Graybosch R A, Amand P S, Bai G H. Evaluation of genetic markers for prediction of preharvest sprouting tolerance in hard white winter wheat[J]. *Plant Breeding*, 2013, 132: 359–366.
- [43] Xiao S H, Zhang H P, You G X, et al. Integration of marker-assisted selection for resistance to pre-harvest sprouting with selection for grain-filling rate in breeding of white-kernelled wheat for the Chinese environment[J]. *Euphytica*, 2012, 188: 85–88.
- [44] 张海萍, 常成, 游光霞, 等. 中国小麦微核心种质及地方品种籽粒休眠特性的分子标记鉴定[J]. *作物学报*, 2010, 36(10): 1649–1656. Zhang Haiping, Chang Cheng, You Guangxia, et al. Identification of molecular markers associated with seed dormancy in mini core collections of Chinese wheat and landraces[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2010, 36(10): 1649–1656.
- [45] Lu J, Chang C, Zhang H P, et al. Identification of a novel allele of TaCKX6a02 associated with grain size, filling rate and weight of common wheat[J]. *PLoS One*, 2015. doi: 10.1371/journal.pone.0144765.
- [46] Chang C, Lu J, Zhang H P, et al. Copy number variation of cytokinin oxidase gene *Tackx4* associated with grainweight and chlorophyll content of flag leaf in common wheat[J]. *PLoS One*, 2015. doi: 10.1371/journal.pone.0145970.

Developing of molecular marker for pre-harvest sprouting resistance and its application in wheat MAS breeding

ZHANG Haiping, CHANG Cheng, SI Hongqi, LU Jie, MA Chuanxi

College of Agronomy, Anhui Agricultural University; Key Laboratory of Wheat Biology and Genetic Improvement in South Yellow & Huai River Valley, Ministry of Agriculture, Hefei 230036, China

Abstract This review focuses on the major factors affecting wheat pre-harvest sprouting (PHS), the measures to solve the wheat PHS problems, the recent advances in QTL/gene for wheat PHS resistance, and the identification of the molecular marker for the PHS tolerance and its application in the wheat MAS breeding made by our research group in recent years. The results reveal that the temperature and the rainfalls are the major factors affecting the wheat PHS in the field, and the development of wheat varieties with the PHS resistance can effectively solve this problem. Using different mapping populations, several major QTLs and molecular markers for the wheat PHS resistance are identified.

Keywords wheat; pre-harvest sprouting; seed dormancy; MAS; QTL

(责任编辑 王媛媛)